man bei ihnen nicht; nur an einem Stück wurde eine leichte Anschwellung wahrgenommen.

In Steinheim a. Alb. in der Laevis-Zone*) ist ein Gehäuse gefunden worden, das zwar nicht so bauchig wie die Hohenmemminger Formen, aber sonst recht ähnlich ist, namentlich überaus flache Umgänge hat. Außerdem findet man jedoch in der Laevis-Zone auch Formen, die sich durch stark gewölbte Umgänge und tiefere Nähte scharf unterscheiden und sehr schlank langgezogen und oben etwas zugespitzt sind; sie hängen hierdurch mit den Formen des Mainzer Beckens zusammen, unter denen sich manche ziemlich ähnliche befinden, haben jedoch noch stärker gewölbte Umgänge und noch tiefere Nähte, so daß sie in dieser Hinsicht ganz der lebenden lubrica Müll. gleichen; nur sind die Steinheimer Formen erheblich schlanker und mehr in die Länge gezogen als die lebende Art.

(Schluß folgt.)

Die Befruchtung der Pflanzen durch Schnecken.

Von

Rudolph Zaunick in Dresden.

Alle organischen Wesen haben die Tendenz, ihre Art zu erhalten und zu vermehren. Bei den Pflanzen werden zweierlei Reproduktionsprozesse unterschieden: der vegetative und der sexuelle. Die geschlechtlichen Vermehrungsmöglichkeiten sind ziemlich mannigfach. Der Pollen kann von der reifen Anthere entweder durch Selbstbestäubung (Autogamie) oder durch Fremdbestäubung (Allogamie) auf die Narbe ge-

*) Anstatt „Laevis-Zone“ wird künftig die Bezeichnung „Kleini-Schichten“ treten, vergl. die nachfolgenden Ausführungen über Gyraulus multiformis kleini.

langen. Die Allogamie geschieht durch Vermittlung besonderer äußerer Faktoren, und zwar:

1) durch Vermittlung des Wassers (Hydrophilie),
2) „ „ „ Windes (Anemophilie),
3) „ „ kleinerer Tiere (Zoidiophilie).

Diese Einteilung in hydrophile, anemophile und zoidiophile Pflanzen nach der Verschiedenheit der Pollenübertragung rührt von Federico Delpino[1]) her, der neben Hermann und Fritz Müller, Friedrich Hildebrand und Severin Axell den Bestäubungsmechanismus zahlreicher Blütenformen beschrieben hat. Er hat weiterhin zuerst gezeigt, daß für die zoidiophilen Pflanzen außer den Insekten (Entomophilie) und Vögeln (Ornithophilie) auch Schnecken für die Bestäubung der Pflanzen in Betracht kommen können.

Die Schnecken sind zwar eine Tiergruppe, die ständig Tribut von der Pflanzenwelt fordern. Durch Heikertingers kritische Ausführungen[2]) sind wir allerdings von Stahls Hypothese von den omnivoren Schnecken im permanenten Hungerzustande abgekommen und betrachten jetzt wieder die Schnecken als „alte Fleisch- und Pilzfresser, die in einzelnen Formen auf dem entwicklungsgeschichtlichen Wege zum Kräuterfraß wandeln.“ Trotzdem fügen sie den

[1]) Federico Delpino, Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. di Scienze naturali, XI (1868), 265—332; XII (1869), 21—141, 179—233; XIII (1870), 167—205; XVI (1873), 151—349; XVII (1874), 266—407.

[2]) Franz Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken“ im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen. Biol. Centralblatt, XXXIV (1914), 81—108.

Pflanzen beträchtlichen Schaden zu.[3]) Die Bestäubung der Pflanzen durch Schnecken wäre dann neben der Sporenverbreitung durch Schnecken ein geringes Äquivalent, das Gleichgewicht zwischen Pflanzen und Schnecken möglichst zu erhalten.

Die vorliegende Arbeit hat sich nur zum Ziel gesetzt, die meist in botanischen Zeitschriften verstreute Literatur zusammenzufassen, um den Malakozoologen einmal einen Überblick über diese seit Ludwigs ganz kurzem Sammelreferat (1891)[4]) nicht mehr im Zusammenhang behandelte Frage zu verschaffen. Sie soll lediglich zu neuen, systematischen Untersuchungen anregen.

An Rhodea japonica Roth, einer Asparagee (?), beschrieb Delpino vor nunmehr rund 45 Jahren zuerst die Befruchtung einer Pflanze durch Schnecken.[5]) Hermann Müller[6]) gibt die Stelle mit folgenden Worten wieder: „Rhodea japonica verrät sich durch eine Art Kolben mit in ununterbrochener Schraubenlinie gestellten, abgeplatteten, dicht aneinander gedrängten Blüten als eine Übergangsstufe zu den Aroideen. Die Abplattung des Perigonsaumes ließ Delpino Befruchtung durch darüber hinkriechende Tiere vermuten; und in der Tat beobachtete er Schnecken (Helix ad-

---

[3]) Dies geht auch daraus hervor, daß sich in Deutschland und Frankreich volkstümliche Bräuche und Formeln gegen den Schneckenfraß nachweisen lassen, wie ich in meiner conchethnologischen Notiz „Alte Bräuche aus Sachsen gegen Schneckenfraß“ in den „Mitt. d. Ver. f. sächs. Volkskunde“ (VI. Bd., Heft 5 1914, S. 160—162) gezeigt habe.

[4]) F. Ludwig, Die Beziehungen zwischen Pflanzen und Schnecken. 1. Malakophilie. Beiheft I (1891) des Bot. Centralbl. S. 35—39. — Separat-Abdruck, S. 1—3.

[5]) Delpino, l. c., XII, 229—230.

[6]) H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873. S. 66.

spersa, vermiculata u. a.), deren jede begierig das zur Blütezeit dickfleischige, gelbliche Perigon von etwa 10 Blüten jedes Kolbens verzehrte und sich dann auf einen anderen Kolben begab. Nur die von Schnecken berührten Blüten waren fruchtbar; mit eigenem Pollen bestäubt, zeigte sich die Pflanze unfruchtbar. Es kann nach diesen Beobachtungen nicht mehr bezweifelt werden, daß auch die Schnecken als Befruchter tätig sind.“ [7])

Delpino[8]) vermutete, daß auch Alocasia odora C. Koch durch die Vermittlung von Schnecken befruchtet wird. Der Kolben ist seiner ganzen Länge nach mit normalen und umgebildeten Blüten besetzt; nur die weiblichen sind im unteren bauchigen Teile der Blütenscheide eingeschlossen und zuerst reif. Den Schnecken ist nur eine enge Pforte zum Hineinkriechen in den die Narben umschließenden Hohlraum geöffnet, in den sie durch einen aus ihm hervorströmenden „angenehmen“ (!) Geruch gelockt werden. Im zweiten Blütenstadium schließt sich auch diese Pforte, und nun erst öffnen sich die Antheren. Schnecken, die an Blüten im zweiten Stadium kommen, suchen vergeblich nach dem Eingang, behaften sich aber mit Pollen, den sie an den Narben jüngerer Blüten absetzen, zu denen ihnen ja die Eingangspforte offen steht. Ist die Befruchtung ausgeführt, so sollen nach Delpino die Schnecken in dem sich schließenden Hohlraum durch einen ätzenden Saft getötet und dadurch am Verzehren der Blütenstände gehindert werden. Überreste einer solchen Schnecke fand er in einem Kessel, in dem ein Teil der Ovarien abgefressen war. Von

---

[7]) Baroni (Nuovo Giornole bot. Ital. 1893) hat später noch nachgewiesen, daß bei Rh. japonica außer Schnecken u. Insekten auch Ringelwürmer als Befruchter dienen.

[8]) Delpino, l. c., XII, 235—238.

der ausgeschiedenen scharfen Flüssigkeit meint Delpino, daß sie nicht nur zum Töten der Schnecken diene, sondern weiterhin zur Auflösung der getöteten Tiere.

Von anderen Araceen vermutete Delpino gelegentliche Pollenübertragung durch Schnecken, zum Beispiel von Typhonium cuspidatum Decaisne, Arisaema filiforme Blume, Atherurus tripartitus Blume, Amorphophallus variabilis Bl., Anthurium- und Gymmostachys-Arten. Engler[9]) hat Delpinos Annahme für Anthurium coriaceum (Grah.) Endl. und A. Martianum C. Koch et Kolb bestätigt, als deren Besucher er im Aquarium des Münchner bot. Gartens kleine, leider nicht näher bestimmte Nacktschnecken beobachtete. Weiterhin hat Engler[10]) Nacktschnecken auf den Blütenständen von Monstera pertusa de Vriese im Palmenhaus des Kopenhagener bot. Gartens und von Sauromatum venosum Schott im bot. Garten zu Kiel gesehen. Weil aber die Schnecken auf so verschiedenartig organisierten Araceen-Blütenständen vorkommen, ist nach ihm „der Schluß zu ziehen, daß von einer Anpassung an die Schneckenbefruchtung nicht die Rede sein kann.“ Nichtsdestoweniger ist Engler überzeugt, „daß in einigen Fällen die Schnecken sehr wohl den Pollen der einen Blüte auf die Narbe der anderen Blüte bringen und somit bei der Bestäubung mitwirken.“ Gerade weil das Blühen der Anthurien sehr lange anhält, auch die Narben einige Tage empfängnisfähig bleiben, der Kolben frei und nicht von der Spatha eingeschlossen ist, so haben

---

[9]) A. Engler, Monographiae Phanerogamarum. Auct. A. et C. de Candolle. Vol. 2. Araceae. Parisiis 1889. p. 30.

[10]) A. Engler, Beiträge zur Kenntnis der Araceae IV. Über die Geschlechterverteilung u. die Bestäubungsverhältnisse bei den Araceen. Englers Bot. Jahrbücher, IV (1883) 341—352.

hier Schnecken mehr als bei anderen Araceen-Gattungen Aussicht, sich bei der Bestäubung nützlich zu erweisen. Ebenso sah Trelease[11]) in Nordamerika kleine pollenverschleppende Schnecken auf Symplocarpus foetidus Salisb.

An einer anderen exotischen Aracee, Philodendron bipinnatifidum Schott, glaubte Ludwig[12]) eine Blüteneinrichtung gefunden zu haben, die „der Schneckenbefruchtung angepaßt" sei. Alle charakteristischen Merkmale einer ausgeprägten malakophilen Pflanze wären nach Ludwig bei ihr vorhanden: monözischer fleischiger Kolben mit dicht stehenden perigonlosen Blüten, die oben männlich, unten weiblich sind; männliche und weibliche Blüten sind durch völlig pollenlose Staminoide getrennt, und in den männlichen Blüten finden sich elastische, nur in Wasser lösliche Pollenfäden; ausgeprägte Protogynie; baldiger Abschluß der weiblichen Blüte (sog. Kesselfalle) und Schutz derselben durch giftige Stoffe (Kohlensäure); intensiver Wohlgeruch während des weiblichen Stadiums und Wärmeentwicklung. Als Pollenüberträger kämen allein nur Tiere mit feuchter Körperoberfläche in betracht, also nur Schnecken. Warming[13]) wich von dieser Auffassung einer Schneckenbefruchtung ab und war der Ansicht, daß die Befruchtung durch den Pollen desselben Kolbens erfolge. Auch bemerkte er ganz richtig, daß das Vorkommen von Schnecken auf Pflanzen noch nicht ihre Beihilfe bei der Bestäubung beweist. Warming stellte fest, daß während der Bestäubungszeit ein

[11]) W. Trelease, On the fertilisation of Symplocarpus foetidus. American Naturalist, XIII (1879), 580.

[12]) F. Ludwig im Kosmos, 6. Jahrg., XI (1882), 347—351.

[13]) E. Warming, Tropische Fragmente. I. Die Bestäubung von Philodendron bipinnatifidum Schott. Englers Bot. Jahrbücher, IV (1883), 328—340.

zäher Saft abgesondert wird, mithin auch Tiere mit trockenem Körper befruchten können. Diesen Einwänden Warmings gegenüber verteidigte sich Ludwig[14]) dadurch, daß er den von ihm beobachteten Blütenmechanismus als den entwickelteren und ursprünglicheren hielt, während der von Warming beobachtete „eine unter der Fremdbestäubung ungünstigen Verhältnissen entstandene Abänderung derselben darstellt.“[15]) Auch Fritz Müller[16]) hat sich seinerzeit zur Philodendron-Frage geäußert. Er schrieb über die Pflanze: „Ihr eigentlicher Wohnsitz ist der Wipfel hoher Urwaldbäume, den sie nicht durch allmähliches Erklimmen erreichen, auf den vielmehr ihre Samen durch Vögel ausgesät werden. . . . Mit dem Niederstürzen eines Astes oder Umbrechen eines Baumes, auf den sie sich angesiedelt haben, fallen gelegentlich Philodendron-Pflanzen mit auf den Boden und können da lange weiter wachsen. . . . Bei solchen nahe beisammen auf feuchtem Boden wachsenden Pflanzen, aber auch nur bei solchen, könnte nun wohl gelegentlich Übertragung des Blütenstaubes durch Schnecken vorkommen, aber sicher keinerlei Anpassung an diese etwaigen zufälligen Kreuzungsvermittler, da eine solche erst nach langem Fortleben der Art unter gleichen Lebensbedingungen sich ausprägen könnte, die Eltern oder doch die Großeltern fast aller im Boden wurzelnden Philodendron gewiß noch auf Bäumen gesessen haben. . . . Selten nur trifft man mehrere Stöcke derselben Art auf dem-

---

[14]) F. Ludwig, Biologische Mitteilungen. I. Zur Anpassung des Philodendron bipinnatifidum Schott. Kosmos, 8. Jahrg., XIV (1884), 40—41.

[15]) vgl. R. Keller, Warming's und Engler's Ansichten über die Malacophilie von Philodendron bipinnatifidum Schott und anderer Araceen. Kosmos, 7. Jahrg., XIII (1883), 676—679.

[16]) Fritz Müller, Wird Philodendron durch Schnecken bestäubt? Kosmos, 8. Jahrg., XV (1884), 140—141.

selben Baume, meist muß man einige hundert Schritte — oft noch viel weiter — gehen, ehe man sie auf einem zweiten Baume wiederfindet.“ Schnecken sind im brasilianischen Urwald sehr selten, und nur ein einziges Mal konnte Fr. Müller eine Vagulinus-Art in Masse finden. „Ich habe,“ so schreibt er, „manchen Morgen Urwaldes gefällt und die Kronen der gefällten Bäume zusammengehauen, aber entsinne mich nicht, je in einer Baumkrone Schnecken getroffen zu haben. Aber wären auch Schnecken hier so häufig, wie sie selten sind, kröchen sie tausendweise Baum auf und ab und rastlos von Baum zu Baum, wie unendlich gering wäre die Wahrscheinlichkeit, daß sie dabei je zu passender Zeit von einem Philodendron tragenden Baume zu einem zweiten gelangten. Und könnten sie selbst von der Blüte eines Philodendron aus die auf einem Hunderte von Schritten entfernten Baume duftenden Blüten eines zweiten riechen und (der Nase nach) auf kürzestem Wege erreichen, welche Wahrscheinlichkeit wäre wohl, daß nach solchem Wege auch nur ein Blütenstaubkörnchen ihnen anhaftete? — Ist aber Kreuzung verschiedener Stöcke durch Schnecken so gut wie unmöglich, so ist es auch die Anpassung der Blumen an Befruchtung durch Schnecken; denn nur der durch die Kreuzung verschiedener Stöcke gebotene Vorteil ist es ja, durch welchen Anpassung an bestimmte Kreuzungsvermittler der Pflanze nützlich und also auf dem Wege der Naturauslese möglich wird.“

Auch bei unseren einheimischen Araceen ist eine gelegentliche Bestäubung durch Schnecken beobachtet worden. Bei Arum maculatum L. finden sich nach Ludwig[17])

---

[17]) F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895. S. 241.

öfter in großer Zahl die Schnecken in der Blütenscheide, um den Kolben abzufressen, während sie andere Teile der Pflanze nicht anrühren. Man hat Arum mit Recht als eine protogynische Kesselfallenblume bezeichnet. Der untere bauchige Teil der Blütenscheide (Spatha), die den unteren Teil des Kolbens mit den Sexualorganen birgt, bildet ein zeitweiliges Gefängnis für die bestäubenden Gäste. Es finden sich nämlich am Kolben, an der Verengerung der Scheide, mehrere Reihen dicht übereinander stehender, starrer Borsten, die schräg nach unten gerichtet sind und wohl den Eingang, aber nicht wieder den Ausgang gestatten. Erst nach dem zweiten (männlichen) Stadium werden diese Borsten wieder schlaff, wenn also die Antheren ihren Pollen in den Kessel über die blütenbesuchenden Tiere ausgestäubt haben, nachdem vorher die Narben vertrocknet sind. Die Blütenscheide tut sich auseinander, das Gefängnis steht wieder offen, und ungehindert können die mit Pollen beladenen Tiere in andere Blütenscheiden hinabgleiten. Als eigentliche Arum - Bestäuber muß man jedoch winzige Mücken, ganz besonders Psychoda phalaenoides L. (= nervosa Mg.), ansehen und nur vereinzelt wird eine Schnecke die Befruchtung übernehmen.

Etwas häufiger wird Calla palustris L. von Schnecken bestäubt. Nach Ludwig[18]) „kriechen nach warmem Wetter Schnecken oft auf den Blütenständen herum.“ Auch Warming[19]) sah bei Kopenhagen, daß die sonst hauptsächlich von kleinen Fliegen besuchten Blütenstände der Calla von Schnecken besucht wurden, die an mehreren Blütenständen hinter-

[18]) ebd., S. 540.

[19]) E. Warming, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Botanisk Tidsskrift, 3, II (1877), 117.

einander in die Höhe und über die dicht gedrängt in einer Fläche liegenden Antheren und Narben hinwegkrochen und auch Pollenkörper mit ihrem schleimigen Körper auf die Narben anderer Stöcke übertrugen. Ebenso beobachtete Knuth[20]) in Kiel ein junges Exemplar von Tachea hortensis Müll. „Die Schnecke kroch auf dem Blütenstande umher, und eine Untersuchung ihres Fußes ergab das Vorhandensein von Pollenkörnern an demselben, so daß die Möglichkeit der Übertragung von Pollen durch Schnecken auch für diese Aracee nachgewiesen ist."

H. Müller betrachtet unsere Calla palustris als eine unvollkommene offene Ekelpflanze mit innen weißer Scheide, deren Kolben dicht mit Zwitterblüten besetzt ist. Durch einen uns widerwärtigen Geruch werden Insekten (meist Dipteren) angelockt, die Fäulnisstoffe lieben. Überhaupt strömen viele Araceen sog. indoloide Düfte aus.[21]) Wie sich die Schnecken zu den indoloiden Düften der Araceen verhalten, ist bisher noch nicht studiert worden. Derartige Untersuchungen müßten zugleich mit Beobachtungen des thermischen Sinnes der Schnecken verbunden sein, denn im Kessel herrscht meistens eine höhere Temperatur. Für alle Biologen bietet sich hier ein weites Studienfeld, wenn auch Engler nicht glaubt, daß die Schnecken durch den Geruch be-

---

[20]) P. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. I. Bd. Leipzig 1898. S. 96; II, 2 (1899), 426.

[21]) Kerner v. Marilaun (Pflanzenleben, Bd. II, 194—198) hat zum erstenmale die Düfte nach ihrer chemischen Beschaffenheit in indoloide, aminoide, benzoloide, paraffinoide und terpenoide Düfte eingeteilt. Die indoloiden Düfte, speziell betrachtet, entstehen bei der Zersetzung eiweißartiger Stoffe. Sie sind also stickstoffhaltige Riechstoffe, in denen ein oder mehrere Benzolkerne angenommen werden, wie Skatol und Indol, die beide als konstante Bestandteile der menschlichen Fäces auftreten.

sonders angelockt werden, und H. Müller[22]) folgendes schrieb: „Nach dem Wenigen, was in Bezug auf Schneckenblütler bis jetzt durch directe Beobachtungen festgestellt ist, läßt sich wohl kaum mit Sicherheit entscheiden, ob die gefräßigen, träge dahinschleichenden Schnecken durch den Geschmackssinn allein oder zugleich auch durch Farben und Gerüche zum Aufsuchen derjenigen Blüten, über welche dahingleitend sie Pollenkörner auf Narben verschleppen, veranlaßt werden."

Die Familie der Araceen zeigt gewiße Blüteneinrichtungen, „Apparecchi reptatorii", die nach Delpino erst infolge der Anpassung an Schnecken und andere kriechende hygrophile Tiere entstanden sein sollen. Sie haben alle eine dichte Anordnung ihrer einfachen Blüten in gleichem Niveau gemeinsam, wozu sehr oft ein intensiver Geruch und eine lebhafte Färbung der Spatha treten. Der noch von Ludwig für die Araceen angenommene „typische" Schutz der vegetativen Blütenteile gegen Schneckenfraß durch die im Mesophyll sitzenden Raphiden ($C_2O_4Ca + 3$ aqu.) ist jedoch nach zahlreichen neueren Untersuchungen nicht mehr aufrecht zu erhalten, da sich die Schnecken durch diese Kristalle von Calziumoxalat in ihrer Freßtätigkeit durchaus nicht stören lassen. Lindinger[23]) zum Beispiel hat massenhaft Raphiden in Schneckenexkrementen festgestellt.

Es ist jetzt nicht mehr zu bezweifeln, daß die Schnecken auch den Wasserlinsen als

[22]) H. Müller, Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In: Handbuch der Botanik, hg. von A. Schenk. Breslan 1881 ff I, 15.

[23]) L. Lindinger, Biologische Beobachtungen an Mollusken. Mitt. d. Naturhist. Ges. Nürnberg, II. Jahrg. 1908, Nr. 2. S. 6—8.

Pollenüberträger dienen. Delpino war wiederum der erste, der die Malakophilie der Lemnaceen vermutete. Er schrieb: „A rinforzare la interpretazione di Ludwig noi potremmo addure il singolare appianamento e allivellamento di caulomi, antere e stimmi; per il che per manifesta la designazione a pronubi striscianti e perambulanti. Così questa rara associazione di caratteri biologici, efficiente un apparecchio florale reptatorio, si reproduce in questa minuscole pianticelle. E non deve far meraviglia, poi chè le lemnacee senza dubio appartengono alla famiglia delle aroidee, presso la quale tanto frequentemente accorono apparecchi reptatorii. Ludwig non menziona fra i pronubi le chioccioline aquatiche, eppura noi congetturiamo que queste sia noi principali ausiliarii della dicogamia delle lemne.“ [24]) Ludwig [25]) stimmte dieser Ansicht voll und ganz zu.

Betrachten wir freilich einen Teich oder Wassergraben mit seinem grünen Lemna-Rasen, so werden wir bei diesem mosaikartigen Nebeneinander der Wasserlinsen zuerst an Selbst- oder wenigstens Windbestäubung denken. Aber auf der Wasserfläche solcher Gräben herrscht meistens völlige Windstille, und die Pollenmenge der Antheren ist so gering, daß Windbestäubung ausgeschlossen ist. Auch die spontane Selbstbestäubung wird nur noch von wenigen Botanikern, zum Beispiel von Hegelmaier, angenommen, denn die zwei Staubblätter dieser Pflanze entwickeln sich früher als der einzige Stempel. Weiterhin schließt die Stellung der Geschlechtsorgane eine Selbstbestäubung fast aus. Der monözische Lemna-Blütenstand

---

[24]) Rivista botanica dell' anno 1881. Milano 1882. p. 33.

[25]) F. Ludwig, Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora. In: Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig 1891. I, 103.

besteht nämlich entweder aus einem höher stehenden, kurzgriffeligen Stempel und zwei tiefer stehenden, starren Staubgefäßen; oder Staubgefäße und Stempel treten, von einer unregelmäßig zerreißenden Hülle umschlossen, an verschiedenen Stellen des „Blattes" oder Thalloms hervor. Alles dies ist gegen die Annahme einer Autogamie. Sogar als hydrophile Pflanzen sind die Lemnaceen schon angesprochen worden.[26])

Als einzige höchstwahrscheinlich richtige Erklärung der Bestäubung bleibt nur noch die Zoidiophilie übrig. Die Gestalt der Pollenkörner (etwa 26 μ im Durchmesser) spricht ebenfalls dafür. Ihre Exine ist stachelig und mit zahlreichen Protuberanzen besetzt, um leichter verschleppt werden zu können. Von den bekannten zoidiophilen Pflanzen weicht aber Lemna durch den Mangel eines jeglichen entomophilen Lockmittels ab, wie Farbe, Duft und Nektar. Abgesehen von einigen Wasserinsekten (Hydrometriden, Käfern) bestäuben kleinere Planorben und Limnäen die Wasserlinsen, ganz besonders aber Succinea-Arten. Lange Wege ziehen die Bernsteinschnecken auf der grünen Decke, und an den schleimigen Sohlenrändern bleiben die Lemna-Pollen haften, die dann wieder an den etwas konkaven Narbenscheiben anderer Wasserlinsen abgestreift werden. Die Schnecke gewährt den Succineiden einen festen Untergrund, auf dem sie die aus dem Wasser ragenden Teile anderer Wasserpflanzen erreichen können. Der noch von Ludwig behauptete „Schutz"

---

[26]) Nach W. Trelease, On the Structures which favor Crossfertilizization in several Plants. Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist. XXI (1882), 410—440, sollen Pflänzchen mit jungen, im weiblichen Stadium befindlichen Blüten gegen solche mit Blüten im männlichen Stadium getrieben werden, sodaß die beiden Sexualorgane zur Berührung kommen.

[27]) vgl. Lindinger, a. a. O., S. 8.

durch Raphiden ist, wie bei den Aroideen, nur ein imaginärer. Auch die Gerbsäure der Lemnaceen scheint die Schnecken nicht zu stören.

Prüft man noch andere Beobachtungen über die Lemnaceen, so erscheint das Resultat von Warnstorf[28]) vorläufig als das sicherste. Er schreibt: „Es wirken bei der Befruchtung der Lemnaceen vielleicht in gleichem Maße Wind, Wasser und Tiere mit; es ist aber auch keineswegs bei dem geselligen Zusammenleben derselben Fremdbestäubung, ja nicht einmal Autogamie ausgeschlossen." Gewiß haben die Schnecken an der Bestäubung der Lemnaceen einen gewissen Anteil, aber man darf diese Pflanzen trotzdem nicht als „Schneckenblütler" bezeichnen.

Auch bei Pflanzen aus anderen Familien hat man Schnecken als zufällige Pollenüberträger gefunden.

H. Müller[29]) beobachtete bei Chrysosplenium alternifolium L. außer Fliegen, Käfern und Ameisen auf zahlreichen Blüten kleine Schnecken einer Succinea-Spezies „bald umherkriechend, bald einen Griffel oder ein oder einige Staubblätter verzehrend. In den über die Blüten hinziehenden Schleimstreifen waren in der Regel Pollenkörner zu erkennen." In mehreren Fällen konnte man unmittelbar sehen, daß von Schnecken auch auf eine Narbe Pollen verschleppt wurde. Knuth[30]) bestätigte diese Beobachtung insofern, als er die Schnecken zwar nicht in ihrer Tätigkeit selbst beobachtet hat, „wohl aber in den Blüten häufig kleine, offenbar von Schnecken herrührende Schleimstreifen bemerken konnte." Außer-

---

[28]) C. Warnstorf, Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895. Verh. des Bot. Ver. der Provinz Brandenburg, XXXVIII (1896), 54.
[29]) H. Müller, Die Befruchtung der Blumen, S. 93—94.
[30]) P. Knuth, a. a. O., II, 1, S. 454—455.

dem war an zahlreichen angefressenen Blüten und Blättern die Tätigkeit der Schnecken zu sehen.

Das Goldmilzkraut bildet mit seinen trugdoldig zusammenstehenden Einzelblüten fast eine Ebene, die die schattigen, quelligen und sumpfigen Stellen unserer Wälder und Schluchten mit einem reizenden goldgelben Teppich überzieht. Man wird sich deshalb gar nicht wundern, wenn unsere hygrophilen Schnecken ihre schleimigen Wege darüberhinziehen und gelegentlich auch Pollen übertragen.

Weiterhin lieferte Ludwig[31]) an Chrysanthemum Leucanthemum L. den Nachweis, daß Pflanzen, die bei anhaltendem Regen während der Blütezeit der übrigen Bestäubungsvermittler entbehren und sonst keine Früchte ansetzen würden, in den Schnecken einen wirksamen Ersatz für die nur bei trockenem Wetter tätigen Insekten finden können. Er fand nämlich nach andauernden Regentagen des Juni 1889 auf den Wiesen bei Greiz „auf Hunderten von Blütenköpfen des Leucanthemum vulgare eine kleine Nacktschnecke Limax laevis Müll., welche gierig an den weißen Randstrahlen fraß und dieselben bis auf die Epidermis der Unterseite durchlöcherte oder völlig zerfraß. Nach dem Fraß hielten sich die Tiere auf der gelben Scheibe auf, deren äußere Blätter bereits in dem weiblichen Stadium waren, während die unteren häufig noch unentfaltet oder eben erst aufgeblüht waren. Bei den Bewegungen auf der Scheibe mußte unfehlbar eine allogame und bei der Wanderung von Blütenkopf zu Blütenkopf konnte selbst eine xenogame Befruchtung erfolgen.“ Da Ludwig die Schnecke auf anderen Pflanzen in

---

[31]) F. Ludwig, Beobachtungen über die Beziehungen von Pflanzen und Schnecken. I. Eine Befruchtung durch Schnecken. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1889, S. 16—18.

der Nähe nicht auffand, glaubte er, „daß die weißen Randfahnen für Limax laevis Müll. ein besonderes Anlockungsmittel auf größere Entfernungen bilden." Geyer[32]) bemerkt jedoch zu dieser Auffassung: „Ob ihn die weiße Farbe der Strahlblüten lockt, ist fraglich." Es ist eben in erster Linie der Tast- und Geruchsinn, der die Beziehungen der Schnecken zur Außenwelt vermittelt. Untersuchungen über die von Schnecken bevorzugten Blütenfarben wären jedenfalls höchst interessant.

Vor Ludwig beobachtete schon Clessin[33]) den Limax brunneus Drap. als gelegentlichen Kreuzungsvermittler von Chrysanthemum Leucanthemum. H. von Ihering[34]) bemerkte zu dieser Beobachtung: „Es scheint sich zu ergeben, daß Schnekken in der Tat in manchen Fällen gern und absichtlich (!) Blüten besuchen, wobei sie denn wohl auch im Dienste der Selbstbestäubung von Blütenständen wirksam sein können. Daß sie in irgend einem Falle zur Kreuzung verschiedener Stöcke beitragen oder gar dazu nötig seien, ist aber bisher weder irgendwie erwiesen, noch auch mit Rücksicht auf die ungünstigen Lokomotionsbedingungen der Schnecken wahrscheinlich. Immerhin aber enthalten die mancherlei einschlägigen Beobachtungen, zumal jene oben angeführte von Clessin, eine Aufforderung zur weiteren Verfolgung der Beziehungen von Schnecken zu Blüten."

Auch sonst sind Schnecken hin und wieder als Blütenbesucher und -befruchter beobachtet worden.

---

[32]) D. Geyer, Die Weichtiere Deutschlands. Stuttgart 1909. S. 83.

[33]) S. Clessin, Nacktschnecken, Blumenstaub fressend. Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges., V (1873), 39.

[34]) H. von Ihering, Zur Frage der Bestäubung von Blüten durch Schnecken. Kosmos, 9. Jahrg., XVI (1885), 78—79.

Knuth[35]) bemerkte in den Blüten von Colchicum autumnale L. eine kleine Nacktschnecke, ?Limax cinereus Lister, die „die Perigonblätter fraß und dabei auch wohl gelegentlich Antheren und Narbe berührte, mithin Selbst- und Fremdbestäubung herbeiführen konnte." Zahlreiche Blüten waren durch Schneckenfraß ihres Perigons fast völlig beraubt, so daß auf häufigen Schneckenbesuch geschlossen werden mußte.

Nach Meierhofer[36]) „wird auch bei Phyteuma hin und wieder die Bestäubung durch Schnekken vermittelt." Wenn nach heftigen Regengüssen die Bäume und Sträucher des Waldes vor Nässe förmlich triefen, und ein unangenehmer Nebel über den Waldboden schleicht, hat Meierhofer wiederholt nicht nur vereinzelte, sondern Dutzende von Phyteuma-Blütenständen gefunden, die von kleinen Limaciden und Heliciden abgesucht wurden. Ebenso fand E. von Martens in Glockenblumen, also auch wie Phyteuma aus der Familie der Campanulaceen, Exemplare von Fruticicola hispida L.[37]).

Obgleich die bisherigen Beobachtungen über die Malakophilie der Pflanzen zur völligen Entscheidung der Frage noch nicht ausreichen, kann doch schon folgendes Resultat konstatiert werden: Die Möglichkeit, daß Schnecken als Pollenüberträger und damit auch als Befruchter den Pflanzen dienen können, ist dann gegeben, wenn kleine Blüten in einer

---

[35]) Knuth, a. a. O., I, 96.

[36]) H. Meierhofer, Einführung in die Biologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1907. S. 224.

[37]) Nach einer liebenswürdigen Mitteilung des Herrn Hofrat Prof. Dr. Ludwig in Greiz, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für die sonstige literarische Unterstützung ausspreche.

Ebene dicht nebeneinander liegen, oder wenn Antheren und Narben sich nur ganz wenig aus flachen Blüten erheben. Es kann dann geschehen, daß Schnecken, die die Blütenteile abweiden, Pollenkörner gelegentlich mit der Seitenfläche ihres schleimigen Fußes aufnehmen und auf die Narbe desselben Pflanzenindividuums oder anderer übertragen. Diese Pollenübertragung wird hauptsächlich bei feuchtem Wetter stattfinden, wo unsere hygrophilen Schnecken volle Lebenskraft besitzen, und wo der Insektenpflug sistiert ist. *Die Schnecken werden jedoch nur als gelegentliche und zufällige Pflanzenbestäuber auftreten. Daher kann auch von einer „Anpassung" verschiedener Pflanzen an Schneckenbefruchtung nicht die Rede sein* [88]).

Die bisherigen noch so lückenhaften Beobachtungen fordern dazu auf, neue systematische Untersuchungen anzustellen, wobei zugleich die anderen von uns angeschnittenen Fragen über den Geruchs-, Farben- und Temperatursinn der Schnecken ihrer Beantwortung näher gebracht werden könnten.

---

[88]) Vor drei Jahren schrieb der Tharandter Botaniker Fr. W. Neger (Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart 1913. S. 653): „Noch wenig untersucht ist die Anpassung von Blüten an Schnecken als Pollenüberträger. In der einheimischen Flora gelten Chrysosplenium alternifolium und Chr. oppositifolium als malakophil. Ob wir es aber hier mit einer wohlgeregelten Anpassung oder nur mit einem rein zufälligen Vorgang zu tun haben, wage ich nicht zu entscheiden."